

berk.

Apr. 22. 1887

From the author



OVER DE
VOOROUDERLIJKE
STAMVORMEN DER VERTEBRATEN

DOOR

A. A. W. HUBRECHT.

Uitgegeven door de Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam.

MET ÉÉN PLAAT.

AMSTERDAM,
JOHANNES MÜLLER.
1883.

OVER DE

VOOROUDERLIJKE

STAMVORMEN DER VERTEBRATEN

DOOR

A. A. W. HUBRECHT.

Uitgegeven door de Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam.

MET ÉÉN PLAAT.

AMSTERDAM,
JOHANNES MÜLLER.
1883.

OVER DE

VOOROUDERLIJKE

STAMVORMEN DER VERTEBRATEN

DOOR

A. A. W. HUBRECHT.

Een belangrijke vraag die op het gebied der biologische wetenschap gesteld moest worden, toen eenmaal de wet der ontwikkeling zich baan brak en als de eenige bevredigende verklaring erkend werd van de feiten zooals zij zich aan ons voordoen, was de vraag: uit welke ongewervelde voorouders zijn de gewervelde dieren voortgekomen en welke onder de thans nog levende Evertebrata komen door haar maaksel het meest nabij aan dien oorspronkelijken, voorouderlijken vorm?

In 1868 scheen de oplossing van die vraag gevonden, toen de schitterende onderzoekingen van Kowalevsky over de ontwikkelingsgeschiedenis van Amphioxus en van de Ascidiën met elkander konden vergeleken worden. De larvenvorm der Tunicaten werd in die dagen gehouden voor de ontbrekende schakel, voor dien ongewervelden diervorm, die van alle anderen het dichtst naderde tot den lang gezochten stamvorm.

Sedert zijn intusschen de beschouwingen gaandeweg gewijzigd en latere onderzoekingen, meer in het bijzonder die van Dohrn, Ray Lankester e. a. hebben ons bijkans zekerheid gegeven dat de Tunicaten integendeel moeten beschouwd worden als gedegenereerde gewervelde dieren, die door hunne verwording van betrekkelijk geringe waarde zijn bij de opsporing van den ontbrekenden draad.

LEYDIG, DOHRN, SEMPER, HATSCHEK, KLEINENBERG, EISIG en anderen zijn het voornamelijk geweest die vervolgens de hypothese hebben uitgesproken en met groot talent hebben verdedigd dat de ringwormen de meeste punten van overeenkomst met de gewervelde dieren vertoonen, dat zij en de Arthropoda te zamen met deze laatsten zijn afgestamd van een oorspronkelijken diervorm die in maaksel min of meer overeenkwam met Polygordins en dat het eenig noodzakelijk postulaat van deze veronderstelling het oude denkbeeld van GEOFFROY St HILAIRE is, het denkbeeld nl. dat de buikzijde van de Anneliden en Arthropoden homoloog is aan de rugzijde van de Vertebraten.

Ter verklaring van het verschil in ligging van het hersenganglion met betrekking tot mond en oesophagus hebben deze natuuronderzoekers verschillende hypothesen uitgedacht, die intusschen onderling van elkander verschillen.

Toch winnen hunne denkbeelden meer en meer veld, niettegenstaande de school van GEGENBAUR en HAECKEL er zich nooit mede heeft kunnen verzoenen. GEGENBAUR beschouwt de aanwezigheid van twee zijdelingsche zenuwstammen, zooals zij bij Nemertinen gevonden worden, als een zeer oorspronkelijken toestand, waaruit althans de buikstreng van Anneliden en Arthropoden zou kunnen worden afgeleid; HARTING (Leerboek der dierkunde, 1874) wees op de mogelijkheid van eene gelijksoortige rugwaartsche vereeniging, waaruit dan een ruggemerg kon te voorschijn komen, BALFOUR en ik zelf waren zeer geneigd aan deze zijde partij te kiezen, hij door nog eenmaal de omtrekken van zoodanigen ontwikkelingsgang te schetsen (Development of Elasmobranch Fishes, p. 171), ik door de feiten te rangschikken, die zich in het maaksel van zekere Nemertinen aan mij hadden doen kennen en die inderdaad eene neiging tot rugwaartsche verplaatsing der zijdelingsche zenuwstammen onmiskenbaar in het licht stelden (Verhandelingen v. d. Kon. Akad. Amsterdam, 1880).

Toen BALFOUR in het tweede deel zijner Vergelijkende Embryologie als een verklaard voorstander van deze opvatting in het strijdperk trad tegen de meeningen van hen die aan de verwantschap met de ringwormen vasthielden, mag men veilig aannemen dat vele, vooral van de jongere natuuronderzoekers, nogmaals het vóór en tegen van de beide hypothesen zorgvuldig wenschten te overwegen.

De groote moeielijkheid waarvoor men zich telkens geplaatst vindt wanneer men eene poging aanwendt om een bepaalde groep onder de ongewervelde dieren aan te wijzen, die in nadere verwantschap zou staan tot de oudste vertegenwoordigers der gewervelden, is de geheele afwezigheid van alles wat maar eenigzins vergelijkbaar zou wezen met een zoo belangrijk en zoo vroeg optredend orgaan als de chorda dorsalis der vertebraten. Pogingen die men reeds gedaan

heeft om sporen van een dergelijk orgaan aan te toonen bij ringwormen, kon het, dan liefst bij Polygordius en zijne archaïsche verwanten, zijn òf mislukt òf onvruchtbaar gebleven.

Het zij mij vergund thans te beproeven in welke groep van ongewervelde dieren men naar mijne meening inderdaad een orgaan kan aanwijzen, dat op ééne lijn mag gesteld worden met de ruggestreng der gewervelde dieren en dat zoodoende den weg wijst naar de verlangde overgangsvormen die de Chordata met de lagere Metazoën kunnen vereenigd hebben. Tevens blijkt het dan wellicht dat die verwantschap te vinden is bij zoodanige vormen die noch den gespecialiseerden bouw van de gesegmenteerde dieren bezitten die in de Phyla der Arthropoden en Anneliden vereenigd zijn, noch op hun rug behoeven gekeerd te worden, voordat hunne homologie met de laagste Vertebraten in het oog springt.

Dat ik het waag de hypothese uit te spreken zonder dat ik vooralsnog een breede rij van feiten ter nadere staving daarvan kan aanvoeren, moge toegeschreven worden aan mijn verlangen om vakgenooten, die beter in de gelegenheid zijn de talrijke problemen die zich hierbij voordoen aan een voortgezet onderzoek te onderwerpen, eene aanleiding te verschaffen tot het nader overwegen van een vraagstuk dat voor de morphologie inderdaad van veel gewicht is.

Naar mijne meening is de slurp der Nemertinen, die ontstaat als een voor instulping vatbaar orgaan (geheel afkomstig, zoowel phylo- als ontogenetisch, uit het epiblast) en die zijn weg neemt door het hersenganglion, homoloog aan het rudimentaire orgaan dat men in de geheele reeks der vertebraten aantreft: de hypophysis cerebri. De slurpscheede der Nemertinen is vergelijkbaar in ligging (en in ontwikkeling?) met de chorda dorsalis der gewervelde dieren.

Na deze beknopte formuleering van mijne hypothese zal ik de onderdeelen daarvan in het kort bespreken.

Het is niet mijn voornemen de talrijke structuurwijzigingen na te gaan die de hypophysis cerebri ondergaat bij verschillende volwassen vertebraten, noch ook om haar klierachtig uiterlijk, haar verband met bloedvaten enz. te beschrijven. Ik wensch mij te beperken tot de vergelijking van hare allereerste ontwikkelingstrappen. Immers in die stadien mag men verwachten dat zij de voorvaderlijke kenmerken meer onvervalscht vertoonen zal.

Wij zien dan de hypophysis ontstaan als eene epiblastische instulping, die òf aan de uitwendige oppervlakte van het embryo gelegen is (volgens de be-

langrijke onderzoekingen van DOHRN is dit het geval bij Petromyzon, een van de laagste gewervelde dieren), terwijl daarbij deze instulping gericht is naar het voorste uiteinde van de chorda dorsalis en deze in haar onmiddelijk verlengde ligt (fig. 1 en 2) òf wel deze instulping is niet op de uitwendige oppervlakte gelegen maar in de mondholte, d. w. z. op dat gedeelte van het epiblast, waaruit het zoogen. stomodaeum geworden is (fig. 6). Zij vertoont zich daar als eene mediane uitstulping van den bovenwand en is gericht naar dat gedeelte van de ondervlakte der hersenen waar, tusschen Prosencephalon en Metencephalon, het infundibulum zich benedenwaarts richt. Dit punt is tevens de grens tot waar de chorda zich voorwaarts onder de hersenen uitstrekt. Het feit dat een deel van de hersenen benedenwaarts deze epiblastische instulping tegemoet groeit schijnt er in voldoende mate op te wijzen dat in voorvaderlijke geslachten, waar de hypophysis een minder rudimentair orgaan was, tusschen deze en de als hersenen onderscheidbare verdikking van het centraal zenuwstelsel eenigerlei verband moet bestaan hebben.

Hierboven vestigde ik er reeds de aandacht op, dat bij verreweg de meerderheid der gewervelde dieren de hypophysis wordt aangetroffen; niettegenstaande zij een zoo bepaald rudimentair karakter draagt en van hare physiologische beteekenis nog geen aannemelijke verklaring gegeven is. Die beide feiten kunnen de opvatting staven dat wij hier te doen hebben met een zeer oud orgaan, dat eenmaal veel grootere belangrijkheid bezat en tevens eene verschillende en meer scherp omschrevene waarde. Wanneer wij deze voorouderlijke beteekenis trachten na te sporen, mogen wij dus de betrekking tot de hersenen en de wellicht minder onmiddelijke maar niettemin duidelijk voorhandene betrekking tot de chorda, niet uit het oog verliezen.

Wij zullen nu de ontogenetische en de phylogenetische geschiedenis van den slurp nagaan. Bij de lagere Platwormen hebben de onderzoekingen van v. GRAFF, die onlangs door zijne schoone monografie bekroond werden, ons verschillende trappen leeren kennen, waarlangs een deel van de fijngevoelige voorste lichaamsspits, die bovendien met netel-cellen bezet is, langzamerhand wijzigingen ondergaat en zich eindelijk als een slurpachtig orgaan voordoet, dat vervolgens een eigen spiertoestel verkrijgt en dat ten slotte (in de Rhabdocoelen-familie der Proboscida) tot een bepaalden slurp wordt, die meer onmiddelijk vergelijkbaar is met dien van de Nemertinen, evenals deze boven het darmkanaal ligt, inwendig (uitwendig bij uitstulping) bekleed is met de voortzetting van de buitenste huidlagen en dienst verricht als gevoelsorgaan en ook — door de daarop voorhandene netel-cellen — als aanvalswapen.

Zoo is dus de Nemertinenslurp nauw verwant aan dit belangrijke orgaan der

lagere platwormen. GEGENBAUR heeft zich reeds in 1870 (Grundzüge etc.) in dezen zin uitgelaten. Bovendien vinden wij netelorganen in belangrijke hoeveelheid aanwezig in de slurpbekleeding van Palaeo- en Schizonemertinen, terwijl bij de Hoplonemertini wellicht de beteekenis als gevoelsorgaan toegenomen is, zooals de zamengestelde en sterk ontwikkelde zenuwplexus in den slurp van vele leden dezer groep zou doen vermoeden. Ook treedt bij deze groep de bewapening met centraalstilet op den voorgrond.

Ten aanzien van de ontogenetische ontwikkeling van den Nemertinenslurp is de groote meerderheid van bevoegde beoordeelaars het hierover eens dat de slurp zich ontwikkelt als eene instulping van het ektoderm die aan het voorste uiteinde begint en geleidelijk meer achterwaarts geschoven wordt. Wij beschikken voorloopig nog niet over uitvoerige gegevens omtrent deze opeenvolgende ontwikkelingsstadiën; het hoofdfeit echter, dat hierboven vermeld werd, kan als vaststaande beschouwd worden.

Thans moet ik er nog nader op wijzen dat de slurp bij zijn naar achteren gerichten groei zijn weg neemt tusschen de twee voorste verdikkingen der zenuwstammen. Bij Carinella zijn deze hersenverdikkingen het eenvoudigst gebouwd, bij de anderen vindt men ze weder onderverdeeld en niettemin aaneenverbonden tot vier of zes aanzwellingen, waarvan de linksche en de rechtsche helft zamenhangen door middel van eene dikkere ventrale en een dunnere dorsale commissuur (fig. 3). In al die gevallen wordt de slurp omvat door den ring van zenuwweefsel welke op die wijze tot stand komt; in al die gevallen reikt de slurpscheede naar voren tot het punt waar de slurp dezen zenuwring binnentreedt (fig. 4).

Wanneer wij nu het ruggemerg en de hersenen der Vertebraten mogen beschouwen als eene rugwaartsche zamenvoeging van stammen, die oorspronkelijk zijdelings lagen, evenals die der Nemertinen (zooals dit reeds door mij in een vroeger opstel „zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems der Nemertinen, Amsterdam 1880” verdedigd werd), dan leiden ons deze beide feiten tot de gevolgtrekking dat het zooeven bedoelde punt overeenkomt met dat deel van de vertebraten-hersenen waar de hypophysis (slurp) zich opwaarts buigt naar het centraalorgaan van het zenuwstelsel en waar de chorda dorsalis (slurpscheede) eindigt, d. w. z. met de ondervlakte van de primitive voorhersenen. Deze gevolgtrekking zou er tevens toe leiden de homologie te erkennen tusschen de voorhersenen der gewervelde dieren en een gedeelte van de hersenlobben van hunne voorouders die nog deel uitmaakten van de platwormen. Het verdient nog een nader onderzoek — en de feiten die wij bezitten schijnen inderdaad in deze richting te

wijzen — of wellicht het onderscheid tusschen de twee paar hersenlobben, die wij bij de meeste Nemertinen vinden, moge zijn bewaard gebleven in de gewervelde dieren en wel in dier voege dat deze bovenste lobben, na de rugwaartsche versmelting der beide helften van het zenuwstelsel tot de voorhersenen zijn geworden, terwijl het paar onderste lobben zijn aequivalent vindt in de (aanvankelijk één geheel vormende) midden- en achterhersenen.

De volgende twee argumenten kunnen nog ten voordeele van eene zoodanige interpretatie worden aangevoerd: 1⁰.) de zenuwen voor de hoogere zintuigen, oogen en reuk(?)organen ontspringen uit deze bovenste hersenlobben *, 2⁰.) de belangrijke zenuw, die zich ter weerszijden begeeft naar het voorste gedeelte (respiratorische gedeelte, Mc. INTOSH!) van den oesophagus, en waarvoor ik in een vroeger opstel den naam van *nervus vagus* heb voorgeslagen ontspringt meer achterwaarts uit de onderste lobben (fig. 3 en 5).

Toen later deze onderste lobben en de zijdelingsche stammen, waarin zij overgaan, in de dorsale middellijn, boven darmkanaal en slurpscheede, overlangs zijn samengesmolten moet de slurpscheede daardoor aan het vooreinde zijn losgemaakt van haar verband zoowel met het zenuwstelsel als met den slurp. Zou wellicht het feit dat het voorste uiteinde van de chorda bij verschillende van de lagere Elasmobranchiers (zie GEGENBAUR, Das Kopfskelet der Selachier, Pl. IX, fig. 1 en 2) naar boven gebogen en tegen de ondervlakte der hersenen gericht is, eene herinnering aan zoodanig vroeger verband beteekenen?

Een kenmerk dat de beide ektodermale instulpingen die als hypophysis en als slurp bekend staan ten overvloede met elkander gemeen hebben, is de wisselende plaatsing van de uitwendige opening. Werkelijk worden er onder de Nemertinen voorbeelden aangetroffen, die een parallel vormen met de groote meerderheid der gewervelde dieren (fig. 6), waar de hypophysis niet als bij Petromyzon zelfstandig ontstaat aan de buitenoppervlakte, maar waar zij eene naar boven gerichte uitstulping van het dak van de mondholte is. Zoowel in Malacobdella als in Akrostomum (een geslacht van Hoplonemertinen dat door GRUBE werd ingesteld, waartoe ik bijv. Mc. INTOSH's Amphiporus bioculatus en A. hastatus wil brengen en waarvan ik zelf verschillende exemplaren heb kunnen onderzoeken) wordt geen zelfstandige slurpopening aan het voorste lichaamseinde gevonden, maar bevindt deze zich in den

* Klaarblijkelijk kunnen de epidermoidale oogen der Nemertinen niet onmiddellijk vergeleken worden met het myelonische oog der vertebraten. Intusschen mag het in verband daarmede zeer belangrijk heeten dat v. GRAFF er reeds in geslaagd is ware „hersenoogen" bij andere Platwormen aan te toonen.

dorsalen wand van het darmkanaal, even binnen de mondopening (fig. 7—10).

Zonder hieromtrent in bijzonderheden te treden, meen ik op goede gronden te mogen aannemen dat dit eene secundaire wijziging is en dat het voorkomen van gescheiden openingen een meer oorspronkelijken toestand kenschetst, en phylogenetisch wederom in verband staat met den geheel op zichzelf staanden slurp der lagere Plathelminthen. Ik behoef niet te zeggen dat ik alleen wijs op een zeker paralellisme tusschen de verschijnselen in beide diergroepen, maar dat ik daaruit geenszins eenigerlei polyphyletische verwantschappen zou willen afleiden.

De tot hiertoe vermelde feiten mogen ons het recht geven den slurp der Plathelminthen s. str. der Nemertinen) te beschouwen als homoloog aan de hypophysis der gewervelde dieren, zooals in de eerste plaats door ons vooropgesteld werd.

De slurpscheede der Nemertinen is eene aan alle zijden gesloten holte die van binnen met een epithelium bekleed is. Zij ligt in de middellijn van den rug, boven het darmkanaäl, juist binnen den huidspierzak, waarmede zij eene meer of min enge, somtijds ook geene verbinding aangaat. De wand van de buis die wij hier beschouwen wordt in niet onbelangrijke mate nog door spiervezelen versterkt. De scheede eindigt in de onmiddelijke nabijheid van den anus, en strekt zich naar voren uit tot juist vóór de hersenlobben, die bij Schizo- en Palaeonemertinen vóór den mond gelegen zijn. Deze laatste bevindt zich aan de buikzijde. Bij de Hoplonemertinen is de mond meer naar voren gelegen tot zelfs in de onmiddelijke nabijheid van de kopspits. Dientengevolge reikt hier het darmkanaal verder naar voren dan de slurpscheede.

Bij zeer enkele Nemertinen strekt zich de slurpscheede niet door de geheele lengte van het lichaam uit, althans niet door het achterste gedeelte daarvan. Dit is bijv. het geval bij Carinella, hetzelfde genus dat om verschillende andere redenen beschouwd moet worden als een minder gedifferentiëerde, als een meer primitieve vorm. Alleen in het voorste deel van het lichaam treft men hier slurp en slurpscheede aan; de laatste evenals altijd boven den darm. Ook hier ligt de mond aan de buikzijde en de slurpopening aan het voorste lichaamseinde. Nog één ander geslacht — Drepanophorus — verdient afzonderlijke vermelding. Hier wordt n.l. de inhoud van de slurpscheede vergroot door zijdelingsche dwarszakken met zeer dunne wanden, die metameer geplaatst zijn, één boven iederen blindzak van het darmkanaal, en die door zeer nauwe doorboringen van den spierrok van de slurpscheede met de inwendige holte daarvan in verband staan. Nemertes carcinophila wordt gezegd *geen* eigen slurpscheede te bezitten, zoowel door

Barrois als Mac-Intosh. Barrois nam waar dat de slurp zeer in omvang was afgenomen (volgens hem een gevolg van parasitisme) en dat hij vrij in de algemeene lichaamsholte ligt. Daar ik deze species niet zelf heb kunnen onderzoeken, maar daar ik evenmin bij andere Nemertinen ooit eene *algemeene lichaamsholte* heb aangetroffen, acht ik een hernieuwd onderzoek van deze soort zeer gewenscht.

Het maaksel van de slurpscheede is overigens zeer gelijkvormig door de geheele groep der Nemertinen, al mogen de spierachtige elementen in den wand toenemen in dikte (fig. 16) of eene meer zamengestelde rangschikking vertoonen of al mogen de afmetingen belangrijk zijn afgenomen.

De slurpscheede kan zich zeer sterk verwijden, al naar mate de bewegingen, de snelle intrekking of de aard van de windingen van den door haar omsloten slurp dit noodzakelijk maken. Bovendien is zij met eene vloeistof gevuld, waarin bepaalde weefselelementen van karakteristieken vorm en in één geval — Cerebratulus urticans — ook van karakteristieke chemische eigenschappen (de aanwezigheid van haemoglobine) vrij ronddrijven. Deze vloeistof treedt op geenerlei wijze te zamen met de vloeistof die in de overlangsche en in de dwarse bloedvaten bevat is. Het ruggevat verloopt beneden de slurpscheede, tusschen deze en den darm, en is in vele gevallen binnen den spierwand van de scheede opgenomen, althans in het voorste deel van het lichaam, boven den slokdarm. Aan eene mogelijke vergelijkbaarheid met den „subnotochordalrod" der Vertebraten moet gedacht worden.

Het epithelium dat van binnen de holte van de scheede bekleedt is zeer duidelijk herkenbaar en steeds aanwezig. Het minst sprekend is het wellicht bij Carinella, een feit dat echter mogelijkerwijze moet worden toegeschreven aan de belangrijke verwijding die in de slurpscheede had plaats gevonden in alle exemplaren die tot heden meer bepaaldelijk op dit punt onderzocht werden.

Terwijl hiermede in algemeene trekken het maaksel van de slurpscheede beschreven is, moeten wij nu nagaan wat er omtrent hare embryonale ontwikkeling bekend is. Te dezer zake zijn de gegevens zeer schaarsch, en in enkele opzichten zelfs met elkander in tegenspraak. Barrois deelt mede dat de slurpscheede bij zekere soorten van het geslacht Lineus zich ontwikkelt uit het „reticulum", het mesoblastische weefsel tusschen epi- en hypoblast. en dat zij langzamerhand een verlenging achterwaarts ondergaat, hand in hand met den zich in diezelfde richting verlengenden slurp. Dezelfde waarnemer heeft ook bij Amphiporus de ontwikkeling der slurpscheede nagegaan: volgens zijne beschrijving vindt hij hier eene belangrijke afwijking van de feiten zooals zij zich bij Lineus voordoen. Bij Amphiporus wordt nl. de scheede niet langzamerhand gevormd, naarmate zij zich in de middellijn van den rug gaandeweg meer naar

achteren uitstrekt, maar zij ontstaat plotseling rond den slurp en wel over zijne geheele lengte. Hier wordt zij bovendien gevormd uit dezelfde embryonale weefselmassa („masse graisseuse") waarin ook het darmkanaal zijn ontstaan vindt.

Tetrastemma, een andere Hoplonemertine, stemt in bijzonderheden met Amphiporus overeen, althans volgens denzelfden waarnemer.

SALENSKY, die nu onlangs (Biologisches Centralblatt, 1883) een zeer kort overzicht heeft gegeven van de ontwikkelingsgeschiedenis van Nemertes vivipara, schrijft aan de slurpscheede een mesoblastisch ontstaan toe. Daarbij nam hij waar wat hem toescheen een zeker verband te zijn tusschen den eersten aanleg (Anlage) van den slokdarm en van den slurp. Daar hij intusschen eerst in eene latere publicatie meerdere bijzonderheden over den aard van dit verband zal geven is het thans niet mogelijk over de beteekenis van deze waarneming een oordeel te vellen.

HOFFMANN is de eenige verdere schrijver, die meer uitvoerige waarnemingen deed betreffende het ontstaan van de slurpscheede. Volgens zijne beschrijving die berust op doorsneden van embryonen van Tetrastemma, wordt een gedeelte van den slurp afgesnoerd van den dorsalen wand van het darmkanaal, terwijl de spierachtige slurpscheede volgens hem van mesoblastischen oorsprong is. Deze waarneming, die moeilijk in overeenstemming kan gebracht worden met de hierboven vermelde waarnemingen betreffende het epiblastische ontstaan van den slurp, zou intusschen wellicht eene andere interpretatie toelaten. Ik zou nl. op de mogelijkheid willen wijzen dat HOFFMANN misschien de vorming van het binnenste gedeelte van de slurpscheede (die reeds zoo dikwijls met den slurp verward werd) heeft aangezien voor de vorming van den slurp zelve. In dat geval zouden in de slurpscheede hypoblastische elementen, die meer binnenwaarts gelegen zijn, te samen vloeien met mesoblastische derivaten waaruit wellicht een deel van den spierrok dier scheede te voorschijn kwam. Deze laatste zijn dan de meer buitenwaarts gelegene: te samen vormen zij de slurpscheede, d. i. den wand van den slurpzak.

Zoodanige interpretatie komt mij voor meer aannemelijk te zijn dan het vergroeien tot een cylindrische, uitstulpbare slurp van *a*) eene instulping van het ektoderm met *b*) een buisvormig derivaat van het entoderm. BALFOUR is dan ook in zijn Vergelijkende Embryologie niet geneigd HOFFMANN's mededeeling zonder nadere bevestiging aan te nemen.

Toch zou HOFFMANN's waarneming, zoo zij bevestigd werd, van veel gewicht zijn voor de vraag die wij hier behandelen en is dus eene herhaling daarvan in hooge mate wenschelijk. Deze waarneming en die van BARROIS, die hierboven

werd aangehaald schijnen althans in de verte eenig uitzicht te openen hoe, langs embryologischen weg, het bewijs te leveren zal zijn dat de slurpscheede of een van de haar opbouwende deelen een hypoblastischen oorsprong heeft. Indien dit bleek het geval te zijn, dan zou niet alleen de ligging, maar ook de ontwikkelingswijze van de slurpscheede overeenstemmen met die van de chorda dorsalis der laagste Vertebrata.

Houdt men echter in het oog in hoevele gevallen de chorda bij de gewervelde dieren schijnbaar als een mesoblastisch derivaat optreedt, terwijl velen geneigd zijn dit verschijnsel als het secundaire, het hypoblastische ontstaan daarentegen als het primaire, het voorouderlijke proces op te vatten, dan kan men het niet als een klemmende noodzakelijkheid beschouwen dat eerst het hypoblastisch ontstaan der slurpscheede bewezen worde, voordat men recht zou hebben eene homologie tusschen chorda en slurpscheede aan te nemen. Ook bij de Nemertinen zou het mesoblastisch ontstaan van de slurpscheede een secundair stadium kunnen vertegenwoordigen en in dat geval zou men niet te groote waarde mogen hechten aan bijzondere gevallen van overeenstemming in embryologische bijzonderheden. Het zouden dan de meest primitieve vertegenwoordigers van beide groepen moeten zijn die met betrekking tot deze punten meer in bijzonderheden zouden moeten worden nagegaan.

Intusschen moeten wij hier meer uitvoerige onderzoekingen afwachten voordat wij gerechtigd zijn verder op het gebied der bespiegeling door te dringen. Toch mogen wij met betrekking tot deze vraag niet over het hoofd zien dat het karakter van een gesloten zak met een eigen epithelium, zooals de slurpscheede dit bezit, terwijl zij bovendien met een vloeistof gevuld is waarin specifieke lichaampjes drijven, haar veel meer eenige analogie geven met eene lichaamsholte; met eene oorspronkelijke darmuitstulping, die wel dorsaal en overlangs gelegen is, maar die toch, door die algemeene eigenschappen, ons tot de gevolgtrekking zou leiden, dat wij hier eerder eene afleiding van het archenteron, dan eene schizocoele oorsprong in mesoblastische weefsels mogen vermoeden.

Waren wij niettemin geneigd toch zoodanige mesoblastische oorsprong als de primitieve aan te zien en wenschten wij ons dan eene voorstelling er van te maken hoe hierin eenerzijds de chorda, andererzijds de slurpscheede haar gemeenschappelijk ontstaan hebben kunnen vinden bij den gezamenlijken stamvader van Vertebraten en Nemertinen, dan zou deze voorstelling ons moeten leiden tot het aannemen van eene axiale verdikking van mesoblastisch weefsel, die bij de eene groep gaandeweg grootere stevigheid verkreeg, bij de andere door den slurp min of meer werd uitgehold en hem tot scheede diende. Hierdoor zouden wij echter in tegenspraak komen 1) met den hypoblastischen oorsprong

van de chorda der gewervelden (in geval deze de meest primitieve blijkt te zijn), 2) met de hierboven aangestipte phylogenetische beteekenis der hypophysis.

Wij hebben nu nog enkele punten na te gaan, die meer in het licht treden zoodra men eene homologie tusschen chorda en slurpscheede wenscht aan te nemen.

De chorda van een gewerveld dier draagt, in de phase van hare hoogste ontwikkeling, zonder twijfel een geheel ander karakter dan de slurpscheede der Nemertinen. Terwijl de eene een staafvormig deel is, vertoont zich de ander als een holle buis. Niettemin neemt ook de chorda in hare eerste ontwikkelingsstadiën dikwijls de vorm aan eener overlangsche groeve * waarvan de holte een derivaat is van het archenteron, en die eerst later, wanneer het chordaweefsel zich verder differentieert, opgevuld wordt. Toch dunkt mij het latere verschil in histologischen bouw (bij de ééne een vacuolair celweefsel, bij de andere de binnenwand en de inhoud van een holte die in den regel *niet* verdwijnt) geene ernstige tegenwerping tegen hare eventueele homologie. Er zijn meerdere gevallen waarin de moderne morphologie solide celstrengen als de homologa beschouwt van andere, die eene holte omsluiten. Ook het verschil in de ontwikkeling van spierweefsel, dat een belangrijk maar zeer wisselend (cf. fig. 16—18) aandeel neemt in den bouw van de slurpscheede, terwijl het zoowel in de chorda als hare scheeden ten eenenmale ontbreekt, mag niet over het hoofd worden gezien. Evenmin echter dat deze spierlagen bij de Nemertinen in het naauwste verband blijken te staan tot de verrichtingen van den slurp, bij sommigen eene hoogst belangrijke reductie hebben ondergaan en daarom ook bij de vergelijking buiten beschouwing mogen blijven.

In laatste instantie zijn deze verschillen te danken aan de uiteenloopende beteekenis voor het dier, die dit orgaan in de beide groepen gaandeweg verkregen heeft. Bij de gewervelde dieren heeft dit centrale, staafvormige deel, dat de mesoblastische somiten (de voorwervels) tot steun dient bij hunne voortschrijdende ontwikkeling [waardoor de oorspronkelijke (ektodermale) spierzak gaandeweg ver-

* Ik mag niet verzuimen hier de aandacht te vestigen op een tweetal opstellen in den jaargang 1882 van het Archiv f. Anat. en Physiologie, waarmede ik eerst kennis maakte nadat het MS van dit opstel gereed was, nl. LIEBERKÜHN, Ueber die Chorda der Säugethieren en BRAUN, Entwickelungsvorgänge am Schwanzende bei Säugethieren.

Beide onderzoekers vinden dat in verschillende gedeelten van het lichaam *de chorda bij haren eersten aanleg een hol, buisvormig orgaan is* (fig. 11). BRAUN *vond ditzelfde bij vogels.* Ook de laatste onderzoekingen van KÖLLIKER, STRAHL ENZ. voerden tot gelijksoortige resultaten.

*

vangen wordt door spierweefsel dat zich uit den wand dezer uitstulpingen (somiten) ontwikkelt] eene beteekenis als tijdelijke as, rondom welke deze veranderingen plaats grijpen. Het gewichtige karakter van de chorda als een primitief, als een voorouderlijk orgaan wordt erkend, niettegenstaande of liever juist omdat zij bij de volwassen dieren in de hoogere groepen gaandeweg verdwijnt, terwijl de rol van steunende as daar wordt overgenomen door de beenige wervelkolom.

Dat zij in een verwijderden stamvader van de gewervelde dieren ook wellicht gediend heeft tot berging van een voor uitstulping vatbaren slurp, die oorspronkelijk eene tactiele beteekenis had, volgt, naar het mij toeschijnt, uit eene zorgvuldige overweging van de onderlinge betrekkingen tusschen de hypophysis en de chorda en tusschen eerstgenoemd orgaan en de hersenen.

Nog één bemerkenswaardig feit moet ik ten slotte vermelden. Herhaaldelijk vertoonde zich namelijk eene bijzonderheid in het achterste gedeelte van de slurpscheede van de verschillende soorten van Cerebratulus — zeer lange Nemertinen wier slurpscheede de tot aan het achterste uiteinde van het lichaam reikt. Terwijl bij jonge exemplaren van deze species de slurpscheede tot achter in het lichaam werkelijk een hol kanaal is, vertoonen oudere en grootere exemplaren ten dezen aanzien afwijkingen. In het achterste deel van het lichaam was nl. de holte bijna geheel opgevuld door een aaneensluitend celweefsel met duidelijke kernen (fig. 18), somtijds was de holte zelfs geheel verdwenen. Dit celweefsel heeft bij sommigen een klierachtig karakter, somtijds schijnen zelfs radiair geplaatste acini voorhanden waardoor de oppervlakte (inhoud) belangrijk vergroot wordt. Latere onderzoekingen zullen nog moeten uitmaken in hoeverre die gevallen, waarin de inwendige holte inderdaad verdwenen is, wellicht zouden kunnen beschouwd worden als een stap in de richting van werkelijke solidificatie van dat gedeelte van de scheede, dat van betrekkelijk geringe beteekenis is bij het uitstulpingsproces van den slurp. Deze verandering van functie en van histologischen bouw wordt alleen gevonden bij de minder hoog gedifferentieerde groepen, die slechts zelden van hun slurp gebruik maken: bij de meer gespecialiseerde Hoplonemertini, waar de slurp onophoudelijk wordt in- en uitgestulpt en waar een krachtige spierlaag in de scheedewand aanwezig is, werd zij nergens aangetroffen.

De aard van dit verschijnsel zal nog meer uitvoerig moeten worden nagegaan, afgescheiden van het argument dat uit de histologische eigenschappen van deze celbekleeding kan ontleend worden.

Inderdaad zouden wij ons langs een soortgelijken ontwikkelingsweg de verandering van een holle slurpscheede in eene vaste ruggestreng kunnen voorstellen, te meer omdat de slurpscheede der Nemertinen ook reeds beschouwd mag worden

als een as rond welke de andere organen op dezelfde wijze symmetrisch geplaatst zijn, als dit bij gewervelde dieren rondom de ruggestreng het geval is. Daarbij moet nog opgemerkt worden dat de spierontwikkeling in dit achterste gedeelte van den scheedewand belangrijk afgenomen is en in plaats daarvan eene min of meer homogene, betrekkelijk dunne grenslaag wordt aangetroffen.

II.

Terwijl wij tot hiertoe hebben nagegaan welke gronden kunnen aangevoerd worden om de homologie tusschen slurp en hypophysis eenerzijds en tusschen slurpscheede en chorda dorsalis andererzijds aannemelijk te maken, moeten wij ons nu afvragen of er nog andere punten in het maaksel der Nemertinen worden aangetroffen, waardoor onze bewijsvoering ten gunste der stelling, dat de Nemertinen meer dan eenige andere groep van ongewervelde dieren naderen tot het type waaraan de voorouders der Protochordata beantwoorden, vóórdat de gewervelde dieren zich afgesplitst hadden van den primitieven, ongewervelden stamvorm, wordt bevestigd of verzwakt.

Ik behoef er niet op te wijzen dat ik geenerlei directe verwantschap tusschen hedendaagsche Nemertinen en Vertebraten betoogde: ik trachtte slechts aan te toonen dat het algemeene bouwplan eener Nemertine meer beantwoordt aan dat van een gewerveld dier, dan bijv. dat van de Archi-anneliden en dat de schakel, die Coelenteraten-voorouders met gewervelde afstammelingen verbindt, waarschijnlijk zoodanige vormen omvat heeft, die in het bezit waren van twee zijdelingsche zenuwstammen, welke zich rugwaarts vereenigd hebben, en die eene ektodermale slurp bezeten hebben met functiën die later verdwenen of gewijzigd werden, toen deze dieren langzamerhand uit het Plathelminthen- in het Chordaten-type overgingen.

Gelijktijdig met dezen overgang van den typus der Coelenterata naar dien der Chordata moeten ook de hoogst belangrijke processen zijn ingetreden, die tot de vorming leiden van eene lichaamsholte afgescheiden van het archenteron. De ontwikkelingsgeschiedenis leert ons dat zekere uitstulpingen van het archenteron, die aanvankelijk daarmede in open verbinding staan, later afgesnoerd worden en de zoogen. splanchnische en somatische lagen vormen tusschen welke de lichaamsholte besloten is.

De schitterende onderzoekingen van LANG over Gunda segmentata en van HATSCHEK over de ontwikkeling van Amphioxus moeten ons hier in de eerste plaats tot richtsnoer verstrekken en wie deze belangrijke bijdragen nauwkeurig

leest moet getroffen worden door de groote waarschijnlijkheid van het gezichtspunt ons door LANG geopend, dat nl. de uitstulpingen van het darmkanaal van deze Plathelminthen, de voorloopers zijn van de coelomzakken bij hoogere, enterocoele wormen en dat door dit verband een lichtstraal geworpen wordt op den weg langs welken de ringwormen zich wellicht uit een voorvaderlijken Plathelminthen-stamvorm kunnen ontwikkeld hebben *.

Andererzijds zijn de stadiën in de ontwikkelingsgeschiedenis van Amphioxus, waar een dubbele rij zijdelingsche uitstulpingen van het archenteron voorhanden is (fig. 12), die vervolgens de mesoblastische somiten worden, van zeer veel belang, daar zij het zeer waarschijnlijk maken dat ook in de genealogie der Vertebraten een vorm heeft bestaan met metameer geplaatste darmdiverticula en dat het larvenstadium van Amphioxus hiervan de afspiegeling is.

In de overige vertebraten zijn de oorspronkelijke darmuitstulpingen die het coelom doen ontstaan slechts ten getale van twee aanwezig. Dit kan intusschen eene latere vereenvoudiging wezen. Tot heden is nog geene poging gedaan om het verschijnsel der coelom-ontwikkeling bij Amphioxus onder één gezichtspunt te brengen met dat bij de andere Vertebraten. Toch mag men aannemen dat die poging te eenigertijd van bevoegde zijde zal worden in het werk gesteld. In de latere ontwikkeling der mesoblastische somiten springt de homologie tusschen de verschijnselen bij de meerderheid der Vertebraten en die bij Amphioxus weder duidelijk in het oog.

Voor ons is dit larvenstadium van Amphioxus van te meer belang, omdat het heenwijst naar eene Plathelminthen vorm die overeenstemming vertoont met Gunda door het bezit van metameer geplaatste darmdiverticula, ja zelfs door eene algemeene inwendige metamerie, maar die daarentegen van Gunda verschilt in zoo belangrijke punten als de aanwezigheid van voorloopers, zoowel van de chorda als van de hypophysis, twee organen waarvan wij bij de Zee-Tricladen geen spoor aantreffen. Zoodanige platwormen moeten noodwendigerwijze meer overeenkomst met de thans levende Nemertinen vertoond hebben dan met andere vormen, welke ook.

Hier doet zich onmiddelijk de vraag voor: is reeds bij de Nemertinen eene lichaamsholte aanwezig of niet, d. w. z. hebben deze dieren eene afzonderlijk

* Hier moet opgemerkt worden dat LANG zeer onlangs (Biologisches Centralblatt, Mai 1883) zijne eigene denkbeelden dienaangaande in twijfel getrokken heeft. Het blijft de vraag of deze twijfel dan wel zijn oorspronkelijke, zoo aanlokkelijke hypothese door toekomstige onderzoekingen zal te niet gedaan worden.

enterocoelom dat zich ontwikkeld heeft uit en afgescheiden is geworden van het archenteron of niet? Ofschoon ik vroeger, toen men geneigd scheen de Nemertinen met de zoogen. parenchymateuse platwormen te vereenigen, deze meening bestreden heb op grond van de regelmatige plaatsing der darmblindzakken, die afwisselden met een gelijk aantal geslachtsklieren welke op hun beurt tusschen spierachtige dissepimenten tot ontwikkeling komen, zoo moet ik thans erkennen, nu onze denkbeelden omtrent de beteekenis van de lichaamsholte als een derivaat van de oorspronkelijke darmholte in de laatste jaren zooveel aan duidelijkheid en scherpte gewonnen hebben, dat ik de aanwezigheid van zoodanige lichaamsholte bij de Nemertinen ten sterkste betwijfel en de vraag hierboven gesteld dus ontkennend zou wenschen te beantwoorden.

Zoowel bij de hooger gedifferentieerde Hoplonemertinen als in de meer primitieve Schizo- en Palaeonemertinen heb ik steeds exemplaren aangetroffen waarbij de ruimte die er overbleef tusschen den huidspierzak eenerzijds en tusschen de holten van darm, geslachtsorganen, bloedvaten en slurpscheede andererzijds, ten eenenmale opgevuld was met bindweefsel. Wel worden somtijds, vooral in de nabijheid van den oesophagus, spleten en holten in dit weefsel aangetroffen, die echter niet met een epithelium bekleed zijn (wellicht met het vaatstelsel in gemeenschap staan?) en het best zouden kunnen vergeleken worden met dat waaraan de HERTWIG's den aan HUXLEY ontleenden naam van Schizocoelom geven: spleten in een mesenchymateus weefsel.

Dit alles maakt mij zeer geneigd om de darmuitstulpingen der Nemertinen in hetzelfde licht te beschouwen waarin LANG die van Gunda opvat: nl. als de voorloopers van coelomzakken, die dan weder met die van de Amphioxuslarve zouden vergelijkbaar zijn. Zeer moeilijk te beantwoorden schijnt mij de vraag: hoe kunnen deze darmuitstulpingen hunne functie en hnnne beteekenis in zoodanige mate wijzigen? Zoo zij oorspronkelijk in het aanzijn traden ten bate eener vergrooting van de oppervlakte, die voor de spijsverteering bestemd was, zoo moeten zij in den loop der tijden, toen zij afgesnoerd werden, deze functie verloren hebben, terwijl in plaats daarvan sterke lagen van epitheel-spiercellen in hunne wanden tot ontwikkeling kwamen, die vervolgens tot de myotomen geworden zijn, welke ten slotte den oorspronkelijken spierwand van het lichaam (Hautmuskelschlauch) verdrongen hebben. Deze spierwand toch is nooit in metameren geplitst en ook geheel afkomstig uit het ektoderm.

Sporen van dezen ectodermalen spierzak, die in den aanvang ook de darmdiverticula omsluit, waaruit zich de hem verdringende myomeren zullen ontwikkelen, worden vermoedelijk nog bij sommige vertebraten en wel buiten hun alge-

meen spierstelsel aangetroffen. Welke de aanleidende oorzaken geweest zijn bij deze belangrijke transformatie, waarvan wij hier slechts de algemeene omtrekken vluchtig geschetst hebben, ligt vooralsnog geheel in het duister.

Wij moeten nu nog de Nemertinen en de primitieve gewervelde dieren met betrekking tot een ander belangrijk onderdeel van hun maaksel vergelijkenderwijze beschouwen en wel de voorste oesophageale uitstulpingen en hunne betrekking tot respiratorische (ook tot sensorische?) functiën. Ook hier wensch ik geene uitvoerige uiteenzetting te geven, maar alleen enkele der voornaamste punten in de herinnering te roepen.

Een eigen ademhalingsapparaat in den vorm van uitwendige kieuwen wordt bij Nemertinen niet aangetroffen. Intusschen ontstaan in een zeer vroeg embryonaal stadium twee zijdelingsche uitstulpingen van den oesophagus, en wel in het allervoorste gedeelte daarvan, vóór den mond (Bütschli, Barrois, e. a.), die in dit stadium geheel vergelijkbaar zijn met soortgelijke uitstulpingen ter zelfder plaatse bij de larve van Balanoglossus aanwezig, waar zij tot het eerste paar kieuwspleten worden (fig. 14 en 15).

Bij de Nemertinen snoeren zich deze uitstulpingen af van hun oorsprongspunt, de oesophagus, om daarna in verbinding te treden met ektodermale instulpingen, die aan het zeewater vrijen toegang verleenen en ten slotte te worden — althans in de groote afdeeling der Schizonemertinen — tot een apparaat (zie mijne bewijsvoering in: Zur Anatomie & Physiologie des Nervensystems der Nemertinen, p. 28) waardoor een respiratorisch proces in de hersenen tot stand komt en zuurstof direct wordt toegevoerd aan de met haemoglobine gedrenkte elementen van het zenuwweefsel.

Of in de groote afdeeling der Hoplonemertini, waar het centraal-apparaat van het zenuwstelsel niet meer in zoo sterke mate, het bloed daarentegen veelal wèl, met haemoglobine voorzien is, deze uitstulpingen, die op dezelfde wijze uit den oesophagus te voorschijn treden ook nog in de eerste plaats een respiratorische functie vervullen, meen ik te moeten betwijfelen. Veeleer acht ik het waarschijnlijk, dat in deze groep de zijdespleten — zooals de ektodermale instulpingen die met deze slokdarm-diverticula in verband treden genoemd worden — meer bepaaldelijk sensorische functiën, misschien wel olfactorische, op zich nemen. De wijze van ontstaan van deze samengestelde organen, die men bij het volwassen dier de zijdeorganen noemt, blijft intusschen geheel dezelfde: eene uitstulping van den slokdarm groeit samen met eene ektodermale instulping; het hoofdonderscheid daarbij is dit, dat de samenhang met de hersenlobben niet meer zoo innig is, maar dat thans het apparaat met de hersenen door bepaalde zenuwen verbonden wordt. Bij sommige soorten ligt het parig zijdeorgaan nog

steeds achter de hersenen, bij anderen komt het vóór dat centraalorgaan te liggen.

Deze feiten schijnen mij niet zonder beteekenis, al wensch ik ze thans niet uitvoerig te bespreken, en alleen nog te wijzen op eene belangrijke bijzonderheid uit de ontwikkelingsgeschiedenis van Amphioxus, zooals de onderzoekingen van HATSCHEK ons die heeft leeren kennen. Ik bedoel de aanwezigheid in het voorste deel van den oesophagus, vóór den mond, van twee zijdelingsche hypoblastische uitstulpingen (fig. 13), die in hun aard en hunne verdere ontwikkeling verschillen, zoowel van de mesoblastische somiten als van de kieuwuitstulpingen van den oesophagus. Deze twee aanvankelijk symmetrische uitstulpingen worden vervolgens van het entoderm afgesnoerd en ondergaan een verschillend lot: de linker treedt in gemeenschap met de buitenwereld door een met trilharen voorziene opening in het ektoderm, terwijl de rechter een epitheel-bekleeding levert in het preorale deel van het lichaam, waar het darmkanaal op die wijze uit verdrongen wordt. De linker werd door KOWALEVSKY beschouwd als een bijzonder zintuig van de larve.

Al vermag ik thans geen nadere bewijzen voor de verwantschap van deze organen en die der Nemertinen aan te voeren, zoo vestig ik toch de aandacht op de overeenkomst in ontwikkeling. Wanneer wij letten op de belangrijke degeneratie die Amphioxus schijnt te hebben ondergaan, schijnt het niet onmogelijk dat de linker holte inderdaad een tijdelijk zintuig-apparaat vormt, terwijl de rechter reeds andere functiën vervult en de oorspronkelijke beteekenis verloren heeft. Deze darmuitstulpingen van Amphioxus zouden ongeveer in dezelfde verhouding staan tot de meer achterwaarts gelegene parige uitstulpingen van den oesophagus, die tot de kieuwspleten van dit dier worden, als de twee oorspronkelijke uitstulpingen der Balanoglossus-larve, die tot het eerste paar kieuwspleten worden zich verhouden tot de volgenden, die daarachter gaandeweg optreden. De Nemertinen zijn slechts in het bezit van een enkel paar zoodanige uitstulpingen, en deze kunnen in verband blijven met die gedeelten van *ektodermale* uitstulpingen, die bij enkele hooger gedifferentieerde genera, zooals wij hierboven geschetst hebben, het hoofddeel uitmaken van een sensorisch (olfactorisch?) apparaat.

De ver strekkende gevolgen, die onze eerste veronderstelling met zich sleept, heeft ons aanleiding gegeven een vluchtigen blik te werpen op de hoofdpunten waarin reeds nu een zekere vergelijkbaarheid tusschen Nemertinen en primitieve Vertebraten mogelijk zou wezen en het zou ons te ver voeren zoo wij dit

eveneens wilden beproeven voor secundaire, minder belangrijke punten of voor zoodanige, die thans nog niet genoegzaam gekend zijn om eene vruchtbare vergelijking toe te laten. Onder de laatste reken ik het excretorisch en het geslachtsapparaat. Ontstaan de gesloten zakken waarin de geslachtsproducten bevat zijn als een deel van het coelom (cf. LANG, Gunda segmentata)? Wat is de morphologische beteekenis van de buizen waardoor deze zakken naar buiten uitmonden en die uitwendig als een dubbele rij van symmetrische poriën herkenbaar zijn? Heeft het parige nephridium inwendige openingen of niet? Deze en andere vragen moeten eerst tot oplossing gebracht worden vóór de vergelijking ook op het gebied van deze organen kan worden doorgevoerd.

Met betrekking tot het vaatstelsel schijnt het niet onbelangrijk dat het bij de Nemertinen (over het geheel) als een gesloten stelsel kan beschouwd worden, waarin somtijds haemoglobine-houdende, somtijds kleurlooze bloedlichaampjes worden rondgevoerd en dat er als verbindingstakken tusschen de drie overlangsche hoofdstammen kleine, metameer geplaatste dwarstakjes optreden, die geen capillairvaten afgeven en in aantal geheel met de darmdiverticula overeenstemmen. Indien de darmuitstulpingen werkelijk met de mesoblastische somiten van Amphioxus homoloog zijn, dan mag de beteekenis van deze regelmatige plaatsing, waarbij er één komt op ieder lichaamsmetameer, vooral in vergelijking met de plaatsing der primitieve aortabogen in de embryonen der gewervelden, niet over het hoofd worden gezien.

Ten slotte zou ik het willen herhalen dat de bespiegelingen en de opgeworpen vermoedens der laatste bladzijden niet hebben bijgedragen tot de formuleering der in het eerste gedeelte van dit opstel uitgesproken hypothese. Zij vormen slechts de achterhoede in een gedachtengang, die uitging van de vergelijking tusschen zoo gewichtige en zoo primitieve organen, als de hypophysis en de chorda en die er niet in kon verhinderd worden enkele stappen te doen op het gebied van andere apparaten en organen die aan beide groepen gemeen zijn. Ook met betrekking tot deze laatste moeten intusschen nadere grondige onderzoekingen worden afgewacht alvorens op deze vragen voldoende licht zal geworpen zijn.

VERKLARING DER FIGUREN.

Fig. 1 en 2. Copieën naar Dohrn (Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, Bd. IV, Taf. 18).

De vorming van de hypophysis bij Petromyzon.

Hy. Hypophysis-instulping van het ektoderm.

Ch. Chorda.

M. Mondbocht. *Ent.* Entoderm. *N.* Centraalzenuwstelsel.

Fig. 3. Overzicht van de hersenlobben der Nemertinen.

D. de dunne dorsale } commissuur.
V. de dikke ventrale }

Deze ring omgeeft slurp en slurpscheede. Zie fig. 4.

S. N. Zenuwtakken uit de bovenste lobben voor zintuig-apparaten bestemd.

P. N. Zenuwpaar voor den slurp.

vag. Nervus vagus.

Zm. Zijdelingsche zenuwmergstammen.

Fig. 4. Schema van de hersenen (Br), zenuwstammen (N), slurp (Pr) en slurpscheede (PS) eener Nemertine, van boven gezien.

Po. Terminale slurpopening.

De doorschemerende mond en oesophagus (ventraal gelegen) zijn door stippellijnen aangegeven.

Fig. 4^a. Doorsnede van het schema fig. 4 volgens de pijl x. De slurp is niet aangegeven.
Letters als in fig. 4. *M.* Huidspierzak.

Fig. 4^b. Id. volgens pijl y.
Letters als voren. *I.* Darmkanaal.

Fig. 5. Schema van de hersenen van een gewerveld dier, vergeleken met het Nemertinen-schema.

FB. Voorhersen. *MB.* + *NB.* Middelherhersenen en achterhersenen. *SC.* Ruggemerg. *SN.* Gezicht- en Reukzenuwen. *Inf.* Infundibulum.

Hy. Hypophysis. *Ch.* Chorda.

Va. N. vagus.

Fig. 6. Copie naar WILH. MÜLLER. (Jenaische Zeitschrift, Bd. VI, Taf. IX).
Schema van het ontstaan van de hypophysis bij den kikvorsch.
Hy. Hypophysis. *N.* Centraalzenuwstelsel.
Ch. Chorda. *M.* Mond.

Fig. 7—10. Vergelijkende schema's voor de ligging van slurp en slurpscheede der Nemertinen en hypophysis en chorda der Vertebraten.
7. Schema van de meerderheid der Nemertinen.
8. » » Petromyzon.
9. » » Malacobdella en Akrostomum.
10. » » den kikvorsch en de meerderheid der vertebraten.
Pr. Slurp. *PS.* Slurpscheede. *Hy.* Hypophysis. *Ch.* Chorda. *M.* Mond. *I.* Darm. *a.* anus.

Fig. 11. Copie naar LIEBERKÜHN. (Archiv. f. Anat. und Physiologie, 1882).
Het optreden van de chorda dorsalis bij Cavia; vooreind van het lichaam. Inwendig het zoogen. chordakanaal.

Fig. 12 en 13. Copieën naar HATSCHEK. (Arbeiten a. d. Zool. Zoot. Institut. zu Wien Bd. IV, Taf. 4).
Amphioxus lanceolatus.
Fig. 12. Het optreden der mesoblastische somiten (Mes. som.) als parige uitstulpingen van het archenteron.
Fig 13. Het optreden der twee parige voorste uitstulpingen (Oe. div) van den oesophagus waarvan de linker ten slotte door middel van eene met trilharen bezette opening naar buiten uitmondt.

Fig. 14. Copie naar BÜTSCHLI. (Archiv für Naturgeschichte, 1873, Taf. XII).
Het ontstaan der zijdeorganen bij Nemertinen uit parige uitstulpingen van den oesophagus (Oe. div.) en ektodermale instulpingen (S. o.) *Sl.* Slurp. Int. Darm. Ggl. Hersenen.

Fig. 15. Copie naar METSCHNIKOFF. (Zeitschr. f. Wissensch. Zoologie, Bd. XX).
Het ontstaan van het voorste paar kieuwen bij Balanoglossus als overeenkomstige slokdarm-diverticula (Oe. div.) *D.* Darm.

P W M Trap impr





GEDRUKT BIJ DE ROEVER KRÖBER-BAKELS.


3 2044 107 355 554